Die Zahl der Mammae bei *Pitymys* und bei den Microtinen*

Von

JOCHEN NIETHAMMER

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Vier *Pitymys atticus,* die ich im August 1971 in der nördlichen Peloponnes sammelte, zeigten zu meiner Überraschung außer den bei europäischen *Pitymys* üblichen, inguinalen Zitzenpaaren ein pectorales Paar etwa eine Fingerbreite caudal von den Armansätzen. Drei dieser ♀ stammen von einem schmalen, etwa 50 m langen Wiesenstreifen östlich von Psarion, das vierte fing ich knapp 20 km weiter westlich bei Lafka auf einem schon abgeernteten, geglätteten Feld (Niethammer 1972, im Druck). Da bisher für *P. atticus* sonst keine abweichenden Zitzenformeln bekannt wurden, ist die Konstellation 1/2[1]) wahrscheinlich für diese Art kennzeichnend. Auf Grund des Karyotyps (2n = 44; alle Chromosomen mit Ausnahme eines subakrozentrischen Paares akrozentrisch, H. Winking 1972, im Druck) muß der griechische *P. atticus* als eigene Art gelten, die engere Beziehungen allenfalls zum südjugoslawischen *P. thomasi* aufweist (Kratochvil 1971). Auch *P. thomasi* hat nach Kratochvil und Petrov (mdl.) entgegen der Angabe bei Kratochvil (1970) 1/2 = 3 Zitzenpaare.

Die Frage, wie weit die Zitzenzahl innerhalb der Microtinae adaptiv mit der Jungenzahl gekoppelt ist und welchen taxonomischen Wert sie besitzt, drängt sich bei diesem Befund sofort auf. Sie war der Anlaß, Daten über die Zahl und Anordnung der Mammae bei den Wühlmäusen und über ihre Wurfgrößen, soweit erreichbar, zusammenzustellen.

Abb. 1 zeigt die bei den Microtinae verwirklichten Kombinationsmöglichkeiten, Tab. 1 die Verteilung der Formen auf die verschiedenen Muster, wobei seltene Varianten, die Hoffmann für die Bisamratte angibt, nicht berücksichtigt wurden. Die Anordnung der Milchdrüsen ist bei vielen Microtinen noch unzureichend dokumentiert, bei manchen in der Literatur gar falsch angegeben. So schreibt van den Brink zu Unrecht allen europäischen *Pitymys*-Arten die Zitzenzahl 8 zu. Wenig weiß man vor allem über die innerartliche Variation, wie Tab. 2 für *Pitymys* erkennen läßt und die Literatur über die Bisamratte zeigt. Hall und Kelson nennen für *Ondatra* die Formel 1/2, Hoffmann fand in Deutschland die Kombination 3/2 vor-

---

* *Herrn Prof. Dr. E. von Lehmann zum 60. Geburtstag.*

[1]) Die erste Ziffer in dieser Formel gibt die Anzahl pectoraler, die zweite die Zahl inguinaler Zitzenpaare wieder; s. auch Abb. 1

herrschend, zitiert aber zugleich Svihla, der in Nordamerika normalerweise 2/2 Zitzen gefunden habe.

Unter der Voraussetzung, die dargelegten Zahlen seien richtig, ergibt sich für alle Microtinen ein ähnliches Bild, wie es Hooper and Hart für die nordamerikanischen Wühlmäuse gezeichnet haben: Gewöhnlich finden sich zwei pectorale und zwei inguinale Zitzenpaare, wie sie auch sonst für viele Myomorpha charakteristisch sind. Erhöht ist diese Zahl bei keiner Art durchgehend. Jedoch finden sich, wie schon erwähnt, bei europäischen Bisamratten nach Hoffmann vornehmlich 3/2 Paare und die gleiche Konstellation nach Ellerman (1961) zuweilen auch bei *Microtus leucurus*. Eine Verminderung — äußerstenfalls bis zu zwei Paaren — hat öfter und anscheinend mehrfach unabhängig stattgefunden. Alle hierbei denkbaren Möglichkeiten (Abb. 1) sind bei den Wühlmäusen nach Tab. 1 in zumindest einem Artbeispiel verwirklicht. Allerdings ist der von *Pitymys* eingeschlagene Reduktionsweg von 2/2 über 1/2 zu 0/2 nicht nur bei den Microtinen, sondern auch bei den Murinen weit häufiger zu finden als der von 2/2 über 2/1 zu 1/1 oder 2/0, wie wir ihn bei amerikanischen *Microtus*-Arten verwirklicht finden.

Die abweichende Konfiguration bei *Microtus mexicanus, umbrosus, guatemalensis* und *ochrogaster* ist ein sicheres Indiz dafür, daß diese Arten

Tabelle 1: Die Verteilung der Microtinae auf die verschiedenen, in Abb. 1 dargestellten Muster der Zitzenverteilung

Muster	Arten
0/2	*Eothenomys* *Pitymys duodecimcostatus, mariae, multiplex, pinetorum, savii* z. T., *subterraneus, tatricus*
1/1	*Microtus mexicanus*
2/0	*Microtus umbrosus*
1/2	*Ondatra* USA, *Neofiber, Synaptomys cooperi, Hyperacrius fertilis, Microtus sikimensis, Pitymys atticus, thomasi, majori, savii* z. T.
2/1	*Microtus guatemalensis, ochrogaster*
2/2	*Clethrionomys, Phenacomys, Alticola, Arvicola, Prometheomys, Dolomys, Lagurus, Dicrostonyx, Lemmus, Myopus, Ellobius,* die meisten *Microtus*-Arten, *Synaptomys borealis, Pitymys schelkovnikovi, Ondatra* USA
3/2	*Ondatra* in Deutschland *Microtus leucurus* z. T.?

ihre Mammarzahl unabhängig von *Pitymys* reduziert haben. Aber auch für die Konstellationen bei *Pitymys* gibt es unter den übrigen Microtinen zweifellos unabhängige Parallelbeispiele, die den taxonomischen Wert der spezielleren Zitzenformel in fraglichen Fällen, etwa bei der Beurteilung von *Microtus sikimensis,* mindern. Die Homologiefrage ließe sich vielleicht besser beurteilen, wenn in jedem Falle von Reduktion klar wäre, ob das vordere oder das hintere Paar der jeweiligen Zitzengruppe ausgefallen ist. Bei *P. atticus* fehlt offensichtlich das orale Brustzitzenpaar. Für die übrigen Microtinen gibt es leider bisher keine so weit spezifizierten Angaben.

0/2
1/1
2/0
1/2
2/1
2/2
3/2

Abb. 1. Die bei den Microtinae verwirklichten Muster der Zitzenzahl und -verteilung. Die Pfeile deuten die evolutive Herleitung der Muster an, wobei die Form 2/2 als ursprünglich angenommen wird. Die Zahlen unter den Schemata geben die im Text verwendeten Zitzenformeln wieder. Die erste Ziffer bedeutet die Anzahl pectoraler, die zweite die inguinaler Zitzenpaare. Artenverteilung auf diese Muster s. Tab. 1.

Tabelle 2: Zitzenzahlen und Wurfgrößen (Embryonenzahlen) bei verschiedenen *Pitymys*-Formen. Zitzenformel wie in Abb. 1.

Pitymys-Form	Zitzenpaare	Quelle	Jungenzahl Variation	x̄	n	Quelle
duodecimcostatus	0/2	5× selbst notiert	2—3 1—4	2,7 2,7	6 32	eigene Beobacht. Lefèvre
mariae	0/2	4× selbst notiert	2—4	2,7	6	eigene Beobacht.
subterraneus	0/2	viele Autoren	1—5 1—4	2,7 2,4	42 71	Wasilewski Kratochvil (1969)
tatricus	0/2	Kratochvil (1970)	2—4	3,0	61	Kratochvil (1969)
bavaricus	0/2	König (1962)	1×2; 1×3			König (1962)
multiplex	0/2	3× selbst notiert; mehrfach Krapp (mdl.)	2—4	2,9	16	9 eigene Daten + 7 nach Brosset und Heim de Balsac
	1/2	nach Bauer, s. Spitzenberger und Steiner (1962)				
savii Italien	0/2 1/2	je einmal, von Lehmann	3—4	3,3	4	eigene Beobacht.
Sizilien	0/2	nach Krapp (mdl.), 5 Fälle				
	1/2	alte Literatur seit Miller				
atticus	1/2	4× selbst notiert	?			
majori	1/2	Ognev; Spitzenberger und Steiner (1962) 2× notiert; keine Ausnahme nach Steiner (1971 mdl.)	3—7 3—4	 3,3	 4	Ognev Spitzenberger und Steiner (1962)
thomasi	1/2	Petrov und Kratochvil (mdl. 1971)	?			
schelkovnikovi	2/2	Kratochvil (1970)	?			
pinetorum und andere, amerikanische Formen	0/2	Hall and Kelson	2—5	2,9	9	Hall and Kelson

Die westpaläarktischen *Pitymys*-Arten

Tab. 2 läßt erkennen, daß die meisten Arten 0/2, eine geringere Anzahl 1/2 und nur eine Art 2/2 Zitzenpaare besitzen. Für *P. savii* ist eine innerartliche Variabilität zwischen 0/2 und 1/2 gesichert, bei *P. multiplex* zumindest denkbar. Die Formen mit keinem, einem oder zwei Zitzenpaaren in der Brustgegend verteilen sich geographisch wie in Abb. 2 skizziert. Daraus möchte man schließen, daß die Reduktion schrittweise und weitgehend monophyletisch erfolgt ist. Daß die Evolution von höherer zu ge-

ringerer Zitzenzahl fortgeschritten ist und nicht umgekehrt, ist wegen der weiten Verbreitung der Formel 2/2 bei den Microtinen anzunehmen. Die geographische Ordnung dieser Reduktionsreihe von Ost nach West und Nordwest von 8 über 6 zu 6 oder 4 und schließlich nur noch 4 Zitzen spricht dafür, daß die westpaläarktischen *Pitymys* seit ihrer Aufspaltung nach Mammarformen im wesentlichen ihre räumlichen Beziehungen beibehalten haben, sofern nicht eine adaptiv unterschiedliche Bedeutung in den verschiedenen Gebieten diese Ordnung erzwungen hat. Dies ist aber unwahrscheinlich, weil die Arten mit verschiedenen Zitzenformeln nicht unter erkennbar verschiedenen ökologischen Bedingungen leben.

Gewöhnlich besteht eine Korrelation zwischen Zitzenzahl und Wurfgröße sowie in vielen Tiergruppen ein positiver Zusammenhang zwischen Wurfgröße und geographischer Breite. So hat Lord für nordamerikanische *Microtus* eine mittlere Wurfgrößenzunahme von 0,113 je Breitengrad und einen Korrelationskoeffizienten zwischen Wurfgröße und geographischer Breite von r = 0,69 berechnet.

Abb. 2. Die Verbreitung von *Pitymys*-Formen in der Westpaläarktis mit fehlenden Brustzitzen (0; durchgezogene Umgrenzung), mit einem Brustzitzenpaar (1; gestrichelte Grenze) und mit 2 Brustzitzenpaaren (2; Punktlinie).

Tabelle 3: Zitzenpaare, Wurfgröße ($\bar{x}$ = Mittelwert, n = zugrunde liegende Stichprobe) und Nordsüdverbreitung (Breitengrade) bei Microtinen. Arten mit weniger als 4 Zitzenpaaren wurden möglichst vollständig, die übrigen aber nur dann erfaßt, wenn Daten leicht zugänglich waren. Die Nummern sind dieselben wie in Abb.3.

Nr.	Wühlmausform	Quelle	Zitzenpaare	Wurfgröße $\bar{x}$	Wurfgröße n	Breitengrade
1	*Eothenomys*	Allen	2	2,2	6	24—35
2	*Microtus mexicanus*	Brown	2	2,4	37	14—37
3	*Pitymys subterraneus*	Wasilewski	2	2,7	42	41—53
4	*Pitymys pinetorum*	Hall and Kelson	2	2,9	9	29—43
5	*Pitymys multiplex*	s. Tab. 2	2	2,9	16	43—47
	Microtus umbrosus	Hall and Kelson	2	?		16—17
6	*Microtus sikimensis*	Gruber	3	2,7	3	27—29
7	*Pitymys majori*	Spitzenberger und Steiner (1962)	3	3,3	4	40—44
8	*Microtus ochrogaster*	Hall and Kelson	3	3,4	58	35—55
9	*Synaptomys cooperi*	Hall and Kelson	3	3,5	9	33—53
	Microtus guatemalensis	Hall and Kelson	3	?		15
	Neofiber alleni	Hall and Kelson	3	?		25—33
	Hyperacrius wynnei	Ellerman	3	?		30—37
10	*Microtus roberti*	Spitzenberger und Steiner (1962)	4	2,7	11	41—44
11	*Microtus nivalis*	Kahmann und Halbgewachs, Dottrens, eigene Beob.	4	3,0	38	33—49
12	*Arvicola terrestris*	Herfs (Zuchtdaten)	4	3,3	107	38—70
13	*Prometheomys*	Spitzenberger und Steiner (1964)	4	3,8	5	41—43
14	*Clethrionomys glareolus*	Claude	4	4,1	49	39—66
15	*Microtus agrestis*	Kratochvil et al.	4	4,1	60	41—65
16	*Myopus schisticolor*	Kalela	4	4,1	35	50—70
17	*Microtus afghanus*	Niethammer (1970)	4	4,3	10	31—39
18	*Microtus longicaudus* (Wyoming)	Hall and Kelson	4	4,8	34	um 43
19	*Microtus brandti*	Reichstein (1962)	4	5,0	22	45—52
20	*Alticola roylei*	Niethammer (1970)	4	5,3	4	33—51
21	*Microtus arvalis*	Reichstein (1964)	4	5,5	2902	40—64
22	*Microtus socialis*	Ondrias	4	5,6	22	32—50
23	*Microtus longicaudus* (Nevada)	Hall and Kelson	4	4,6	39	um 39
24	*Microtus oeconomus*	Stein	4	5,7	25	43—70
25	*Lagurus curtatus*	Hall and Kelson	4	6,1	33	35—48
26	*Microtus montanus*	Hall and Kelson	4	6,3	63	33—51
27	*Lemmus lemmus*	Wildhagen	4	6,4	50	59—70
28	*Lemmus trimucronatus*	Hall and Kelson	4	7,3	12	52—72

Beziehungen zwischen Wurfgröße und Zitzenzahl bei den Microtinen sind aus Tab. 3 und Abb. 3 abzulesen. Zwar ist die Angabe für Wurfgrößen bestimmter Arten problematisch, weil diese Größe innerartlich auch geographisch, jahreszeitlich, ökologisch, altersabhängig und dichtebedingt variiert und Standardbedingungen hier bisher nicht definiert sind. Doch ist die Zuverlässigkeit (Abb. 3 und Tab. 3) für diese Betrachtung hinreichend.

Arten mit nur zwei Zitzenpaaren haben stets wenige Junge in einem Wurf (Mittelwerte 2,2 — 2,9), bei solchen mit drei Paaren ist die Wurfgröße ein wenig höher (2,7 — 3,5), Arten mit vier Paaren schließlich haben meist bedeutend mehr Junge, doch kann ihre Wurfgröße in Ausnahmefällen wie bei der Untergattung *Chionomys* ebenso gering sein wie bei Arten mit nur zwei Paaren. Die Wurfgröße schwankt hier von Art zu Art in weitem Rahmen, in Tab. 3 zwischen 2,7 und 7,3 Jungen. Demnach ist eine niedrige Zitzenzahl stets mit geringer Wurfgröße verbunden, wogegen eine hohe Zitzenzahl nicht notwendig Ausdruck einer hohen Wurfgröße ist. Das ist verständlich, wenn eine höhere Zitzenzahl zur Aufzucht von mehr Jungen notwendig ist. Eine hohe Zitzenzahl bei wenigen Jungen bedeutet dann zwar einen gewissen Luxus, ist aber nicht besonders nachteilig. Der Vergleich der innerartlichen Variabilität von Wurfgröße und Zitzenzahl zeigt, daß die Mammarzahl sehr viel konservativer ist. In der Evolution dürfte sie erst mit einiger Verzögerung der Wurfgröße angepaßt werden. Die

Abb. 3. Mittlere Wurfgröße (Abszisse) und Zitzenzahl (Ordinate) bei verschiedenen Arten der Microtinae. Die Unterlagen finden sich in Tab. 3, deren Nr. die Zahlen im Diagramm entsprechen.

Zitzenzahl erlaubt danach auf das Alter des Erwerbs einer geringen Jungenzahl gewisse Schlüsse. Ist sie ebenfalls reduziert, dürfte die Festlegung einer geringen Wurfgröße weiter zurückliegen als wenn sie den üblichen hohen Wert hat. So darf man folgern, daß in der Untergattung *Chionomys* die geringe Wurfgröße relativ spät erworben wurde.

Die Arten mit reduzierter Zitzenzahl konzentrieren sich am Südrand des Verbreitungsgebietes der Microtinen, wie Tab. 3 und 4 zu entnehmen ist. So kommt *Microtus guatemalensis* bei 15° n. Br., *M. mexicanus* südwärts bis 14° n. Br. und *M. umbrosus* bis 16° n. Br. vor, wogegen keine der weit zahlreicheren Wühlmausarten mit vier Zitzenpaaren 30° n. Br. südwärts unterschreitet. Dafür sind Arten mit wenigen Zitzen nicht sehr weit nach Norden verbreitet. Am weitesten gehen hier in der Alten Welt *Pitymys subterraneus* (53°) und *Microtus ochrogaster* (55°) in der Neuen Welt. Achtzitzen-Wühlmäuse kommen erheblich weiter nördlich vor und überschreiten in einer Anzahl von Arten den Polarkreis (so *Synaptomys borealis, Microtus oeconomus,* die *Lemmus*- und *Dicrostonyx*-Arten sowie *Myopus*).

Tabelle 4: Zitzenzahl und mittlere Nordsüdverbreitung bei den in Tab. 3 aufgeführten Arten von Microtinae.

Zitzenzahl (Paare)	Mittlere Nordsüdverbreitung (Breitengrade) Streuung	$\bar{x}$	n Arten
2	16—45	33	6
3	15—45	34	7
4	35—60	47	18

Zweifellos ist die Südrandverbreitung der zitzenreduzierten Wühlmäuse weder Zufall noch die Ursache einer Abdrängung „unterlegener" Formen an den Arealrand, sondern die Folge einer abnehmenden Wurfgröße mit abnehmender geographischer Breite. Dieser von Lord für eine ganze Anzahl von Säugergruppen in Nordamerika, auch für *Microtus* demonstrierte Zusammenhang wird von Spencer and Steinhoff in folgender Weise gedeutet: Die nordsüdgerichtete Abnahme der Wurfgröße ist ein Indiz dafür, daß sich die optimale Wurfgröße als Selektionsziel in dieser Richtung ändert. Die Nachkommenzahl eines Paares, die ein Maß für den Selektionswert eines Merkmals darstellt, ist das Produkt aus Wurfgröße und Anzahl der aufgezogenen Würfe. Die Lebenserwartung der Kleinsäuger liegt in der Größenordnung von einem Jahr. Da die Fortpflanzungsperiode in nördlicher Richtung zunehmend eingeengt werde, könne ein Weibchen im Norden nicht so viele Würfe produzieren wie im Süden. Es gleiche dieses Minus durch erhöhte Wurfgröße aus. Südlichere Weibchen haben demgegenüber kleinere Würfe, weil dadurch ihr Organismus geschont und die Chance für

die Produktion weiterer Würfe erhöht werde. Die Wurfgröße stellt sich also jeweils auf einem Niveau ein, bei dem das Produkt aus Jungenzahl pro Wurf und Anzahl der Würfe im Leben ein Maximum erreicht. Die Anzahl der Würfe im Leben wird unter anderem durch die Lebensdauer und die verfügbare Fortpflanzungszeit bestimmt. Im Süden ist die Wurfgröße gering, damit ein Weibchen viele Würfe produzieren kann. Im Norden kann ein Weibchen wegen der kurzen Vegetationsperiode nur wenige Würfe produzieren. Daher spielt es hier keine Rolle, wenn sein Organismus durch hohe Wurfgrößen stärker strapaziert wird.

Diese Theorie erklärt auch, warum stark subterran lebende Nager keine Nordsüdreduktion der Jungenzahl erfahren und insgesamt kleinere Würfe haben als mehr oberirdisch lebende Arten. Da sie weniger von der Witterung beeinflußt werden, pflanzen sie sich oft unabhängig von der geographischen Breite ganzjährig fort, womit kleine Würfe von Vorteil sind. In diese Vorstellung fügt sich gut der Befund Kratochvils (1969), wonach im Tatragebiet *Pitymys subterraneus* kleinere Würfe, dafür aber eine längere Fortpflanzungsperiode hat als *P. tatricus,* der weniger subterran lebt.

Der Zusammenhang zwischen Zitzenzahl und Wurfgröße wie Zitzenzahl und Verbreitung ergibt sich also aus der engen Beziehung zwischen Verbreitung und Wurfgröße. Ein besonders treffendes Beispiel hierfür ist das Artenpaar *Synaptomys cooperi* (südlicher, nach Asdell im Mittel nur 3 Junge je Wurf, nur 3 Zitzenpaare) und *S. borealis* (nördlicher, gewöhnlich 4 Junge, 4 Zitzenpaare).

Hingegen will sich die Verteilung der Zitzenzahlen bei *Pitymys* (Abb. 2) nicht so recht in dies Schema fügen, auch wenn die Gruppe insgesamt gut hineinpaßt. Ein gewisser Zusammenhang zwischen Wurfgröße und Mammarzahl scheint auch bei *Pitymys* zu bestehen, denn Ognev nennt für *P. majori* (6 Zitzen) 3—7 Embryonen, wogegen deren Anzahl bei Arten mit nur 4 Zitzen zwischen 1 und 5 variiert. Leider sind die Angaben über Wurfgrößen bei den verschiedenen *Pitymys*-Arten noch sehr spärlich.

Die Ansammlung von Microtinen mit reduzierter Zitzenzahl am südlichen Arealrand in Amerika und Eurasien beruht weitgehend auf Konvergenz und nicht einem gemeinsamen Schicksal verwandter Formen (Ausnahme vermutlich aber bei *Pitymys*). Vielfach sind diese Südrandarten zwar Reliktformen mit kleinem Areal, bezüglich der geringen Zitzenzahl aber offensichtlich abgeleitet. Der verbreitete Typ 2/2 dürfte ursprünglich sein. Bezeichnenderweise findet er sich bei allen noch wurzelzähnigen Wühlmäusen, und Wurzelzähnigkeit ist in dieser Gruppe — paläontologisch gesichert — ein ursprüngliches Merkmal. Die Bindung an ein hoch adaptives Merkmal, die Wurfgröße, und die manchmal offensichtliche, innerartliche Variabilität mahnen zwar bei der taxonomischen Bewertung der Zitzen-

formeln zur Vorsicht, rechtfertigen aber nicht ihren Ausschluß bei solchen Erwägungen. So hat sich der auf Grund dieses Merkmals gefaßte Verdacht, *P. duodecimcostatus* aus Spanien und *P. atticus* aus Griechenland seien entgegen früherer Ansicht nicht konspezifisch, durch Unterschiede im Karyotyp überraschend bestätigt.

Zusammenfassung

Pitymys atticus aus Griechenland hat im Gegensatz zu den meisten übrigen europäischen *Pitymys*-Arten drei Zitzenpaare. Für westpaläarktische *Pitymys* ergibt sich eine geographische Progression in der Anzahl der Milchdrüsen unabhängig von der Artzugehörigkeit von 2 über 3 zu 4 Paaren (Abb. 2).

Bei den Microtinen sind gewöhnlich vier Zitzenpaare ausgebildet. Relativ selten ist diese Zahl geringer. Die Reduktion hat sich mehrfach unabhängig und nach unterschiedlichen Mustern vollzogen (Abb. 1, Tab. 1), ist aber stets mit geringer Wurfgröße und mehr südlichem Vorkommen korreliert.

Summary

Pitymys atticus from Greece has three pairs of teats — one pectoral, two inguinal — while most of the other European *Pitymys* species only have two inguinal. In western palearctic *Pitymys* there is a geographic progression in teat number from two over three to four pairs (fig. 2).

Most of the microtine species posses four pairs of teats, and only in a few instances this number is reduced. The reduction has occured several times independantly and on the line of different patterns (fig. 1, tab. 1). It is always correlated with a smaller litter size and an occurence near the southern edge of over all microtine distribution.

Schriftenverzeichnis

Allen, G. M. (1938, 1940): Mammals of China and Mongolia (2. Bd.). New York: American Museum of Natural History.

Asdell, A. (1964): Patterns of Mammalian Reproduction. London.

Brink, F. H. van den (1957): Die Säugetiere Europas westlich des 30. Längengrades. Hamburg.

Brosset, A., et H. Heim de Balsac (1967): Les Micromammifères du Vercors. Mammalia 31, 325—346.

Brown, L. N. (1968): Smallness of litter size in the Mexican Vole. J. Mamm. 49, 159.

Claude, C. (1970): Biometrie und Fortpflanzungsbiologie der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz. Revue Suisse Zool. 77, 435—480.

Dottrens, E. (1962): *Microtus nivalis* et *Microtus arvalis* du Parc National. Ergebn. wiss. Untersuch. im schweizer. Nationalpark 7 (N. F.), 429—452.

Fitch, H. S. (1957): Aspects of Reproduction and Development in the Prairie Vole *(Microtus ochrogaster)*. University of Kansas Publ. 10, 129—161.

Frank, F. (1962): Zur Biologie des Berglemmings, *Lemmus lemmus* (L.). Z. Morph. Ökol. Tiere 51, 87—167.

Gruber, U. (1969): Tiergeographische, ökologische und bionomische Untersuchungen an kleinen Säugetieren in Ost-Nepal. Khumbu Himal, Ergebn. Forsch.-Unternehmen Nepal Himalaya 3, Lfg. 2, 197—312.

Hall, E. R., and K. R. Kelson (1959): The mammals of North America. 2 Bd., New York.

Herfs, A. (1939): Über die Fortpflanzung und Vermehrung der „Großen Wühlmaus" (*Arvicola terrestris* L.). Nachr. Schädlingsbek. 14, 92—193.

Hoffmann, M. (1958): Die Bisamratte. Leipzig.

Hooper, E. T., and B. S. Hart (1962): A Synopsis of Recent North American Microtine Rodents. Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan Nr. 120, 68 S.

Kahmann, H., und J. Halbgewachs (1962): Beobachtungen an der Schneemaus, *Microtus nivalis* Martins, 1842, in den Bayerischen Alpen. Säugetierk. Mitt. 10, 64—82.

Kalela, O. (1963): Beiträge zur Biologie des Waldlemmings, *Myopus schisticolor* (Lillj.). Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. „Vanamo" 18: suppl., 3—96.

Kratochvil, J. (1969): Der Geschlechtszyklus der Weibchen von *Pitymys subterraneus* und *P. tatricus* (Rodentia) in der Hohen Tatra. Zool. Listy 18, 99—120.

— (1970): *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodential). Acta Scientiarium Naturalium Acad. Sci. Bohemoslovacae Brno Nov. Ser. 4, 1—63.

— (171): Der Status der Populationen der Gattung *Pitymys* aus Attika (Rodentia, Mamm.). Zool. Listy 20, 197—206.

Kratochvil, J., J. Pelikan und Z. Sebek (1956): Eine Analyse von vier Populationen der Erdwühlmaus aus der Tschechoslowakei. Zool. Listy, 5, 63—82.

Lefèvre, Ch. (1966): Étude de la croissance en élevage de *Pitymys duodecimcostatus* de Sélys-Longchamps, originaires du Gard. Mammalia 30, 56—63.

Lord, R. D. (1960): Litter size and latitude in North American mammals. Amer. Midland Nat. 64, 488—499.

Niethammer, J. (1970): Die Wühlmäuse (Microtinae) Afghanistans. Bonn. zool. Beitr. 21, 1—24.

— (1972): Zur Taxonomie von *Pitymys atticus*. Bericht Symposium Theriologicum II in Brno, 1971. Im Druck.

Ognev, S. I. (1950): Mammals of the U.S.S.R. and adjacient countries Vol. VII Rodents. Englische Übersetzung 1964 durch IPST Jerusalem.

Ondrias, J. C. (1965): Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece. Mammalia 29, 489—506.

Reichstein, H. (1962): Beiträge zur Biologie eines Steppennagers, *Microtus (Phaeomys) brandti* (Radde, 1861). Z. Säugetierk. 27, 146—163.

— (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas, 1779). Z. wiss. Zool. 170, 112—222.

Spencer, W., and H. W. Steinhoff (1968): An explanation of geographic variation in litter size. J. Mamm. 49, 281—286.

Spitzenberger, F., und H. Steiner (1962): Über Insektenfresser (Insectivora) und Wühlmäuse (Microtinae) der nordosttürkischen Feuchtwälder. Bonn. zool. Beitr. 13, 284—310.

— (1964): *Prometheomys schaposchnikovi* Satunin, 1901, in Nordost-Kleinasien. Z. Säugetierk. 29, 116—124.

Stein, G. H. W. (1938): Biologische Studien an deutschen Kleinsäugern. Arch. Nat.-Gesch. N. F. 7.

Wasilewski, W. (1960): Angaben zur Biologie und Morphologie der Kurzohrmaus, *Pitymys subterraneus* (de Sélys-Longchamps 1836). Acta Theriol. 4, 185—247.

Wildhagen, A. (1953): On the reproduction of voles and lemming in Norway. Statens Viltundersøkelser, Oslo.

Winking, H. (1972): Die Karyotypen der iberischen *Pitymys*-Arten. Bericht Symposium Theriologicum II in Brno, 1971. Im Druck.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Jochen Niethammer, 53 Bonn, Poppelsdorfer Schloß, Zool. Institut.